

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева

Препринт

В. А. УСОЛЬЦЕВ

ПРИНЦИПЫ ПОЛИФАКТОРИАЛЬНОЙ
ОЦЕНКИ БИОПРОДУКТИВНОСТИ
ДРЕВОСТОЕВ

г. Красноярск, 1985

УДК 630^X52 : 630^X174.754

В.А.Усольцев. Принципы полифакторальной оценки биопродуктивности древостоев. Препринт ИИД СО АН СССР. Красноярск, 1985, 48 с.

Обсуждается многомерный регрессионный анализ как метод исследования биопродуктивности древостоев. Излагаются принципы составления таблиц биопродуктивности. Предложены рекуррентные системы полифакторальных регрессионных уравнений для количественной оценки фракций фитомассы сосновых, березовых и осиновых древостоев. Выявлены возрастная динамика оптимальных и предельных густот и определяемая роль показателя массы листьев в их конкретизации.

Илл.6, библ.53.

Рецензент — к.с.-х.н. А.И.Бузыкин.

Ответственный за выпуск В.А.Усольцев.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск, 1985.

Исследования биологической продуктивности лесных фитоценозов проводились по Международной биологической программе, соответствуют профилю международной программы "Человек и биосфера" и отражают тенденцию экологизации лесной таксации (Антанайтис, 1985; Гельтман, Ловчий, 1985) и лесоведения (Стадницкий, 1984). Резко возросшие практические требования к точности оценки состояния лесных биогеоценозов в плане экологического прогнозирования и разработки систем мониторинга обуславливают необходимость перехода от описательных к количественным методам анализа, к формулированию основных закономерностей динамики всей фитомассы древостоев и основных ее фракций в количественной форме.

Лесной биогеоценоз как элемент биосферы представляет собой сложную динамическую систему, и единственным объективным подходом к исследованию его структуры и динамики, к оценке и регулированию его комплексной продуктивности в плане реализации принципов рационального природопользования может быть системный анализ с применением аппарата математического моделирования. Необходимость поддержания лесов в устойчивом состоянии при наличии нарастающего антропогенного воздействия на биосферу делает реализацию системного подхода к лесным биогеоценозам особенно актуальной. Исходными данными при любом виде моделирования с целью изучения экологической роли леса служат количественные показатели фитомассы лесных фитоценозов (Протопопов, 1980).

1. Многомерный регрессионный анализ как метод исследования биопродуктивности древостоев

Изучение продуктивности и структуры фитомассы древостоев представляет комплексную проблему, составляющую предмет различных научных дисциплин: экологии, лесоведения, лесной таксации, экологического лесоведения, — которая сегодня еще далека от приемлемого решения. Это объясняется совершенно недостаточной теоретической изученностью продукционного процесса лесных биогеоценозов в плане совместного исследования их структуры и функционирования. Поток публикаций, посвященных изучению биологической продуктивности древостоев, непрерывно нарастает, что обогащает науку новой информацией

и оригинальными методическими подходами, но в то же время усугубляет неоднозначность и противоречивость результатов и предложений (Grigal, Kerik, 1984). В определенной мере это является следствием недостаточной разработки методологических основ теоретической биологии (Блауберг, Юдин, 1973; Смирнов, 1978), в том числе теории биопродуктивности растительных ценозов.

С точки зрения применения количественных методов в исследованиях по биопродуктивности можно проследить четкую тенденцию перехода от формы подачи материала в исходном состоянии с элементами его систематизации к выявлению связи с одним ведущим фактором и, наконец, к объяснению изменчивости показателей фитомассы на основе многомерных методов, в частности, с использованием множественного регрессионного анализа.

В исследовании биопродукционного процесса лесного фитоценоза качественно новым этапом является имитационное моделирование, выполняемое как на энергетическом (Рачко, 1978; Ågren, 1981), так и на морфометрическом (Галицкий, Комаров, 1976; Schneider, Kreuz, 1981) уровнях. Однако отставание эмпирических знаний от мощи компьютеров зачастую обуславливает подмену конкретного знания интуицией исследователя. В прогнозировании продуктивности лесных фитоценозов пока не находят применения методы, хорошо зарекомендовавшие себя в других областях знания, в частности метод теории катастроф (Thom, Zeeman, 1975; Чиллингуорт, 1979), позволяющий в рамках одной математической модели описывать нарушения непрерывности развивающихся процессов, когда, казалось бы, устойчивое состояние системы скачкообразно переходит в другое устойчивое состояние под воздействием малого возмущения в точке бифуркации.

В задачах экстраполяции хорошие результаты дает метод самоорганизующихся моделей с использованием принципа внешнего дополнения (Ивахненко, 1982), но он совершенно не поддается содержательной интерпретации, что может привести к отрыву математической формы описания процесса от его биологического содержания (Плохинский, 1978; Дзела, 1982).

Оценка того или иного метода моделирования биопродукционного процесса возможна при наличии четкой классификации математических моделей по их целевой ориентации. Последнее представляет непростую задачу, поскольку цели моделирования не менее разнообразны, чем методы, а зачастую оказывается, что модели строятся вовсе без определенной цели (Pielou, 1981). К.Е.Никитин и А.В.Швиденко (1973) полагают, что математическое моделирование в лесном хозяйстве и лесной науке выполняет заместительную-эвристическую, аппроксимационную, иллюстративную, экстраполяционно-прогностическую и другие функции. По принципам же подхода модели, применяемые в различных областях лесного дела, они условно разделяют на две обширные группы: традиционные "эмпирические", главным образом регрессионные, и модели кибернетического характера.

Анализируя полезность математических моделей в экологии, Е.К.Пилу (Pielou, 1981) расчленила все их многообразие (от динамических имитационных до функций роста дерева) в соответствии с применением на четыре группы.

а). Модели как средство объяснения динамики популяций. Объяснительная функция экологических моделей была основной исходной задачей, однако именно с ней, по мнению Е.К.Пилу, эти модели справляются хуже всего. Она подвергается сомнению правомерность постулирования ответов, построения модели на основе этих постулатов, а затем проверки и обсуждения того, является ли реально существующая система реализацией именно этой частной модели и никакой другой.

б). Модели как средство предсказания поведения экосистем, осуществляемое двумя методами: прогнозированием временного ряда и применением динамических моделей, имеющих также и объяснительную функцию.

в). Модели как генераторы новых идей и гипотез. Модели, дающие "контринтуитивный" результат, рассматриваются Е.К.Пилу как стимулятор познания: не сходство моделей с реальностью ведет к новым открытиям, а их расхождение.

г). Модели как эталоны для сравнения. Любая функция роста дерева и древостоя может рассматриваться в качестве "идеального" тренда, с которым сравнивается эмпирическая кривая роста.

Множественный регрессионный анализ Е.К.Пилу рассматри-

вают лишь как статистический прием обработки экологических данных. Она полагает, что такой анализ является лишь инструментом, призванным помочь в подготовительной работе по конструированию более реалистических моделей, основанных на дифференциальных уравнениях. Это в какой-то мере подтверждается опытом использования множественных регрессий (производственных функций Кобба-Дугласа) в качестве подмоделей в моделях глобального экологического развития (Бторов и др., 1980). Аналогичным образом регрессионные многомерные модели могут рассматриваться в качестве необходимого исходного этапа моделирования биопродукционного процесса лесного фитоценоза, его динамики, выполняя функцию вычисления основных определяющих факторов воздействия и количественной оценки их совокупного эффекта.

Тем не менее, ограничивать подобным образом область применения регрессионных моделей не представляется правомерным. Накопленный опыт множественного регрессионного моделирования применительно к лесным фитоценозам убедительно свидетельствует, что такие модели являются не просто вспомогательным инструментом или средством выгодно показать полученные результаты, а действенным методом исследования сложных многопараметрических систем, к которым относятся лесные фитоценозы. Более того, множественные регрессионные модели выполняют, в сущности, все выделенные Е.К. Пугачевым функции. Вычленив из комплекса действующих и взаимодействующих факторов основные, определяющие общую изменчивость искомого параметра лесного фитоценоза факторы, регрессионная модель на том или ином уровне значимости объясняет эту изменчивость и дает возможность интерпретации полученного результата. При наличии ретроспективных данных, характеризующих ту или иную составленную продукционного процесса за длительный промежуток времени, множественная регрессионная модель в состоянии дать достаточно надежный прогноз этого процесса, особенно самоорганизующаяся модель, предполагающая использование принципа внешнего дополнения (Розенберг, Феллистов, 1982). Растущие возможности ЭВМ опережают способность исследователей адекватно их использовать, что является одной из причин получения абсурдных результатов. Компрометируя подход в целом, это, тем не менее, стимулирует поиск причин подобных "контринтуи-

тивных" результатов и путем познания ошибки способствует развитию нового знания. И, наконец, регрессионные модели могут служить эталонами для сравнения. Модели динамики фитомассы дерева, опробованные за пределами региона, в котором получены исходные данные, дают возможность выявить смещения, обусловленные ранее не учтенными и не включенными в модель факторами. Особенно перспективно применение таких моделей в экологическом мониторинге лесов, а в прикладном аспекте — в качестве метода составления лесотаксационных таблиц с несколькими входами.

В классическом регрессионном анализе множественные связи показателей фитомассы с определяющими факторами обычно устанавливаются без логического обоснования, методом формального перебора. Подобрать структуру множественной регрессионной модели путем последовательного расчета парных связей на фоне стабилизированных факторов с нарастающим уровнем обобщения позволяет метод так называемого последовательного сокращения размерности, обеспечивающий также возможность содержательного анализа основополагающих закономерностей (Усольцев, 1985). Первые попытки применения названного метода в исследованиях биопродуктивности лесных фитоценозов, по-видимому, были предприняты японскими исследователями. Т.Андо (Ando, 1962), анализируя эффект плотности в уравнении "масса растения — густота", коррелирует его константы с возрастом и средней высотой древостоя. Т.Сато (Satoo, 1966) найденные константы аллометрических уравнений, аппроксимирующих связь фитомассы дерева с его таксационным диаметром, связывает с высотой, средним диаметром, возрастом, густотой древостоя и степенью конкурентных отношений деревьев. Принцип последовательного сжатия информации реализуется также в экономических отраслях знания, позволяя снизить размерность народно-хозяйственных задач на несколько порядков (Пугачев, 1968).

Факторы, определяющие продуктивность и структуру фитомассы древостоя, как правило, взаимно коррелированы, и это накладывает определенные ограничения на метод регрессионного анализа. Регрессионная модель "работает" устойчиво лишь при условии, что экспериментальный материал представлен в максимальном диапазоне варьирования каждого определяющего фактора при стабилизированных остальных. Абсолютизация корректности

применяемых методов и приемов, связанных с построением регрессионных моделей (в части смещений при линеаризации, автокорреляции ошибок и т.д.) должна иметь разумные пределы. Совершенствуя модель, необходимо соотносить требуемую корректность с фактической точностью, а требуемую точность — с возможностью ее реализации на практике.

В последующих разделах исследуются продуктивность и структура фитомассы древостоев и динамика ее количественных показателей с использованием множественных регрессионных моделей, выполненных на уровне древостоя. Эти модели включают в качестве определяющих факторов возраст и экологические характеристики местообитания, опосредованные морфометрическими (таксационными) показателями, и не претендуют на роль прогностических. Они не могут дать надежных приращений относительно уровня того или иного показателя фитомассы конкретного древостоя, достигаемого к возрасту, например, количественной спелости, как и большинство таблиц хода роста (ТХР), характеризующих лишь балансовый итог прироста и отпада на тот или иной статистический момент (Кравченко, 1977). Однако такие приращения могут быть даны в случае, если те или иные конечные таксационные параметры древостоя известны либо условно заданы. Тем самым прогнозирование фитомассы лесного фитоценоза сводится к параметрическому прогнозированию (Лиса, 1980), т.е. сначала на основе типовых кривых роста древостоев (Затреев, 1978) или динамических (имитационных) моделей (Schneider, Kreuzer, 1981) предсказываются соответствующие параметры древостоя, а по ним с использованием множественных регрессий — фитомасса. Это дает возможность при составлении таблиц биопродуктивности использовать имеющиеся лесотаксационные нормативы и закономерности и предотвратить дублирование крайне трудоемкого процесса получения экспериментальных данных по фитомассе. Тем самым методические основы разрабатываемого подхода можно отнести к области лесной таксации, а результаты и их интерпретация составляют вклад в дальнейшее развитие теории биопродуктивности и устойчивости лесных фитоценозов.

2. Принципы составления таблиц биопродуктивности

Идея составления таблиц биопродуктивности древостоев с

использованием обширного накопленного лесной таксацией арсенала ТХР не нова, однако методы ее реализации пока развиты слабо. Имеется опыт составления таблиц биопродуктивности на основе множественных регрессий более или менее удачный и к таковому не относящийся. Примером первого могут служить таблицы А.А.Онучина и А.Н.Борисова (1984), которые по форме далеки от ТХР, но принципиально дают методическую основу для привязки к ним. Ко второму, по-видимому, можно отнести таблицу Т.Х.Токумурсина и К.Н.Нурпеисова (1976), которые при построении модели хода роста фитомассы сосновых древостоев Припечья использовали три фактора: возраст, класс бонитета и полноту. Они не излагают метода построения моделей, и трудно объяснить причину столь низкой детерминации последних ($r^2 = 0,014$) даже для наименее изменчивой фракции — массы ствола. Возможно, что одной из причин является неудачный набор структуры модели — уравнения Кобба-Дугласа, представляющего для этой цели довольно жесткую схему. Не оправдано и включение в модель фактора полноты, обычно используемого при моделировании запасов древостоя, но в случае массы кроны, как ранее было установлено Т.Х.Токумурсиным и С.Б.Байзаковым (1970), дающего худшие результаты в сравнении с густотой.

Автором с использованием уравнения Кобба-Дугласа был выполнен (Усольцев и др., 1979) многомерный регрессионный анализ экспериментальных данных А.С.Аткина по фитомассе (т/га) сосны Казахского мелкосопочника в возрасте от 18 до 70 лет с относительной густотой z от 0,2 до 2,3, полученных на 27 пробных площадях. Оказалось, что изменчивость результативного признака объясняется возрастом и густотой на 95 % по стволу, на 77 % — по ветвям и лишь на 32% — по хвое. Во всех случаях влияние густоты, а в последнем — и возраста, оказалось недостоверным. По-видимому, здесь проявилось влияние неучтенных определяющих факторов и неудачной структуры модели. Позднее были предложены таблицы биопродуктивности березы и осины (Усольцев, Кричун, 1982), совмещенные с ТХР для Северного Казахстана и построенные без учета густоты для совокупности сомкнутых древостоев на основе многофакторных регрессионных моделей, описывающих динамику фракций фитомассы на 1 га в зависимости от возраста и класса бонитета. Впоследствии модели были модифицированы (Усольцев, 1983,

1985а) путем включения дополнительного фактора — относительной густоты, что давало возможность более корректно совместить таблицы биопродуктивности с ТХР для данного региона посредством табулирования моделей динамики фитомассы по заданным значениям возраста и класса бонитета при относительной густоте 1,0. Высокие показатели детерминации (как правило, не ниже 0,9) объясняются, помимо удачного выбора структурных моделей, использованием рядов распределения деревьев по диаметру в возрастной динамике по классам бонитета. Эти ряды построены на массовом экспериментальном материале по 194 пробным площадям березы и 50 — осины (Усольцев, Кричун, 1982) и соответствуют нормальным древостоям. Полученные по типовым рядам распределения деревьев и выравненным данным подеревной фитомассы значения массы фракций на 1 га представляют плавные кривые возрастной динамики биопродуктивности для каждого класса бонитета. Они сыграли роль "руководящих" кривых и обеспечили высокую адекватность моделей.

Однако и этот вариант нельзя признать совершенным, поскольку модели фитомассы в этом случае увязываются с ТХР только при условии идентичной связи полноты с густотой в статике на объектах, положенных в основу при составлении тех и других таблиц. Вследствие варьирования среднего диаметра древостоев названная связь нарушается. Для описания подобных отклонений в число определяющих факторов должен быть включен средний диаметр древостоя. Тем самым полнота становится одним из ведущих факторов, но вводится в модель в качественно ином виде и на более высоком информативном уровне — как совокупность густоты и среднего диаметра древостоя.

Но и такое сочетание факторов полностью не обеспечивает адекватной (по крайней мере в морфометрическом плане, без учета "энергетики" лесного биогеоценоза, определяющей динамику плотности и влажности различных фракций фитомассы) привязки моделей биопродуктивности к ТХР, поскольку остается не учтенным варьирование видового числа. Последнее может быть реализовано включением в регрессионную модель запаса стволовой древесины, который входит в число обычно рассчитываемых показателей пробных площадей, а видовое число получают расчетным путем по известным запасу, густоте и среднему диаметру ствола. Таким образом, мы пришли к исходной позиции Л.К.

Позднякова с соавт. (1969), Т.Х.Томмурзина и К.Н.Нурписова (1976), В.В.Протопопова и В.И.Зюбиной (1977), А.А.Онучина и А.Н.Борисова (1984), которые при составлении таблиц фитомассы древостоев относили показатели массы фракций к запасу стволовой древесины. Однако методическая сторона построения и структура регрессионных моделей для подобных относительных показателей фитомассы с целью привязки к ТХР до сих пор оставалась практически не разработанной.

В плане развития обсуждаемого подхода на основе предварительного содержательного анализа экспериментальных данных, методика получения которых автором изложена ранее (Усольцев, 1985б), предлагаются регрессионные модели динамики фитомассы для осины (1), березы (2) и осины (3):

$$\begin{aligned} \lg(P_1/M) = & a_0 + a_1 \lg A + a_2 \lg^2 A + a_3 \lg^3 A + a_4 \lg H_{100} + \\ & + a_5 \lg^2 H_{100} + a_6 \lg N + a_7 \lg^2 N + a_8 \lg D_{cp} + a_9 \lg A \lg N + \\ & + a_{10} \lg A \lg D_{cp} + a_{11} \lg N \lg D_{cp} + a_{12} \lg^2 A \lg H_{100} + \\ & + a_{13} \lg^2 A \lg N + a_{14} \lg^2 A \lg D_{cp} + a_{15} \lg^3 A \lg N; \quad (1) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \lg(P_1/M) = & a_0 + a_1 \lg A + a_2 \lg^2 A + a_3 \lg^3 A + a_4 \lg H_{50} + \\ & + a_5 \lg^2 H_{50} + a_6 \lg N + a_7 \lg^2 N + a_8 \lg D_{cp} + a_9 \lg A \lg N + \\ & + a_{10} \lg A \lg D_{cp} + a_{11} \lg N \lg D_{cp}; \quad (2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \lg(P_1/M) = & a_0 + a_1 \lg A + a_2 \lg^2 A + a_3 \lg H_{50} + a_4 \lg^2 H_{50} + \\ & + a_5 \lg N + a_6 \lg^2 N + a_7 \lg D_{cp} + a_8 \lg A \lg N + \\ & + a_9 \lg A \lg D_{cp} + a_{10} \lg N \lg D_{cp} + a_{11} \lg A \lg H_{50} + \\ & + a_{12} \lg^2 A \lg H_{50}; \quad (3) \end{aligned}$$

где P_i — масса i -й фракции в абсолютно сухом состоянии, т/га; M — запас, m^3 /га; A — возраст, лет; H_{50} и H_{100} — класс бонитета, выраженный высотой древостоя (м) в базовом возрасте 50 и 100 лет, соответственно; N — число стволов, тыс.экз./га; D_{cp} — средний диаметр древостоя, см.

Область применения регрессий (1)–(3) определяется полями распределения пробных площадей по основным таксационным показателям, или определяющим факторам (табл.1 и 2). Отсутствие данных для березы с густотой $z > 1$ в возрасте 61–90 лет отражает реальные условия: если в возрасте до 40 лет

Таблица I

Распределение пробных площадей, заложенных в сосняках Северного Казахстана, по классам возраста, густоты и бонитета

Относительная густота	Класс бонитета	Классы возраста					Всего
		I	II	III	IV	V-VI	
0,5	Ia-I	2	5	I	-	-	8
	II-III	9	4	-	-	2	15
	IV-V	2	I	-	-	-	3
1,0	Ia-I	-	2	I	I	-	4
	II-III	I	I	3	2	2	9
	IV-V	I	-	-	-	I	2
1,5	Ia-I	-	-	I	I	-	2
	II-III	I	6	I	2	3	13
	IV-V	-	2	3	I	2	8
Итого		16	21	10	7	10	64

древостом с густотой, превышающей нормативную по ТХР (Усольцев, Кричун, 1982), представлены достаточно хорошо, то в возрасте 61-90 лет такие загущенные древостои отсутствуют, поскольку они в этом возрасте при составлении ТХР рассматривались как нормальные, соответствующие густоте $z = 1,0$. Таким образом, область применения регрессий (2)-(3) определяется указанными в табл.2 значениями густот и классов бонитета с ограничением по возрасту для березняков нормальных и редкостойных 90, перегущенных 60 и осинников 50 годами, а регрессий (1) - практически всем диапазоном показателей (табл. 1). Наличие некоторых пробелов в пределах колебаний распределения пробных площадей при многомерном регрессионном анализе не накладывает дополнительных ограничений, поскольку многомерные модели предполагают, во-первых, интерполицию в пределах фактического материала и, во-вторых, наличие согласованности кривых по тому или иному фактору при вычисленном воздействии прочих факторов.

Модели (1) получены путем аппроксимации эксперименталь-

II.

Таблица 2

Распределение пробных площадей, заложенных в березняках и осинниках колочных лесов Северного Казахстана, по классам возраста, густоты и бонитета

Относи- тельная густота	Класс бони- тета	К л а с с н ы в о з р а с т а							Все- го
		I-II	III	IV	V	VI	VII	VIII-IX	
Береза									
0,5	I-II	I	-	-	-	-	I	-	2
	III	-	I	-	2	2	2	3	10
	IV	-	-	-	I	I	I	-	3
1,0	I-II	I	I	I	-	-	-	2	5
	III-IV	I	I	I	-	3	I	2	9
1,5	I	2	2	2	-	-	-	-	6
	II	2	2	3	I	-	-	-	8
	III-IV	-	-	I	-	I	-	-	2
Итого		7	7	8	4	7	5	7	45
Осина									
0,5	Ia-I	-	-	I	I	-	-	-	2
	II	I	I	I	I	-	-	-	4
	III-IV	I	-	I	I	-	-	-	3
1,0	Ia-I	2	I	2	2	-	-	-	7
	II	-	I	-	I	-	-	-	2
	III-IV	I	2	I	I	-	-	-	5
1,5	Ia-I	I	I	2	2	-	-	-	6
	II	-	-	-	I	-	-	-	1
	III-IV	I	I	-	-	-	-	-	2
Итого		7	7	8	10	-	-	-	32

ных данных фитомассы пробных площадей, а для расчета (2) и (3) кроме них дополнительно привлечены уже упоминавшиеся расчетные значения, полученные на основе рядов распределения деревьев, составленных В.М.Кричуном для ТХР березы и осины Северного Казахстана. Для расчета показателей общей массы корней и тонкой их фракции на 1 га для сосны исполь-

зованы уравнения вида

$$P_i = a_0 A^{a_1} D^{a_2} H^{a_3}, \quad (4)$$

предложенные нами ранее (Усольцев и др., 1985). В уравнении (4): P_i — масса i -й фракции корней, кг; A — возраст, лет; D — диаметр ствола на высоте груди, см; H — высота дерева, м. Показатели массы корней рассчитаны путем табулирования (4) по фактическим значениям возраста, среднего диаметра и средней высоты древостоев пробных площадей с последующим умножением результатов на число стволов на 1 га и затем аппроксимированы по модели (1). Наряду с показателями биологической продуктивности, выраженными в единицах массы в абсолютно сухом состоянии, по моделям (1)–(3) рассчитаны также показатели массы древесной зелени (ДЗ) и всей кроны (Табл. 3 и 4), характеризующие вместе с запасом стволовой древесины (m^3 /га) так называемую хозяйственную продуктивность (в свежесрубленном состоянии).

Сравнительно меньшие коэффициенты детерминации для массы ствола и большие — для хвои в моделях (1)–(3) в сравнении с ранее опубликованными (Усольцев, Кричун, 1982; Усольцев, 1985а) объясняются тем, что в данном случае аппроксимировались не абсолютные показатели P_i , а отношения P_i/M . Из всех показателей фитомассы наиболее тесно коррелирует с объемом ствола его масса и в меньшей степени — показатели массы кроны, а изменчивость показателей, выраженного отношением тесно коррелирующих признаков, в меньшей мере может быть объяснена экзо- и эндогенными факторами, чем в случае слабо коррелирующих признаков (Усольцев, Крепкий, 1984). Поэтому уравнения для отношения массы стволовой древесины к запасу ($P_{ств}/M$), представляющего базовую (условную) плотность ствола в коре, в сравнении с уравнениями для других относительных показателей характеризуются наиболее низкими коэффициентами детерминации — $r^2 = 0,349-0,666$ (табл. 3 и 4). Названные коэффициенты, безусловно, были бы выше, если структуру моделей (1)–(3) изменить путем переноса фактора M в правую часть уравнения. Но тогда фактор M взял бы на себя большую долю изменчивости показателей фитомассы, и на его фоне многие из остальных факторов (A, N, n_{100}, D_{op}) оказались бы незначимыми, хотя определенный вклад в объяснение измен-

Таблица 3
Характеристика уравнений (1) зависимости относительных показателей (P_i/M) фитомассы сосны от определяющих факторов

Обозначения констант при факторах и показателях адекватности уравнений	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га										Фитомасса кроны в свежем состо-	
	ствол			ветви		хвоя		корни		в т.ч. <1 мм	всего	в т.ч. ДЗ *)
	всего	в т.ч. кора	в т.ч. кора	всего	в т.ч. кора	всего	в т.ч. всего	в т.ч. всего				
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
a_0 (1g A)	0,9498	1,8075	3,4110	2,9644	2,3368	2,3963	2,7158	2,0289	2,5587			
a_1 (1g ² A)	-4,1280	-	-1,6087	-1,3841	-3,9790	-1,6165	-1,9625	-1,9663	-3,5781			
a_2 (1g ² A)	3,5447	-0,6989	-	-	-	-	-	-	-			
a_3 (1g ² A)	-0,9008	-	-	-	0,7043	-0,1470	-	-	0,6036			
a_4 (1g H ₁₀₀)	-	-1,9846	-1,9060	-1,6157	-	-	-	-	-			
a_5 (1g ² H ₁₀₀)	-	-	-	-	-0,3837	-0,7704	-0,7876	-0,7964	-0,3832			
a_6 (1g ² H ₁₀₀)	-	-	-0,1176	-0,1457	-0,7271	-0,0798	-	-0,6515	-0,6530			
a_7 (1g ² N)	2,0214	-	0,6760	-	-	1,3344	0,9067	1,7689	-			
a_8 (1g D _{op})	-	-	-	-	3,3730	0,2763	-	4,6156	3,2147			
a_9 (1g A 1g ² N)	-	-	-	-	3,0572	-0,7171	-	-	2,6560			
a_{10} (1g A 1g ² D _{op})	-2,6203	-	-	-	-	-	-	-	-			
a_{11} (1g N 1g ² D _{op})	-	-	-0,4198	-0,4442	-1,7083	-0,2157	-	-0,7103	-1,4640			
a_{12} (1g ² A 1g ² H ₁₀₀)	-	0,3732	-	-	-	-	-	-	-			

*) Все факторы значимы на 10-процентном уровне.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\pm S$	0,038	0,056	0,128	0,117	0,125	0,037	0,039	0,146	0,174	0,890
R^2	0,349	0,932	0,838	0,924	0,939	0,979	0,983	0,991	0,890	
$a_{13}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	0,6538	-	-	-	-	-	-	-
$a_{14}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{15}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{16}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{17}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{18}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{19}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$a_{20}(1g^2 A 1g^N)$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Окончание таблицы 3

Таблица 4

Характеристика уравнений (2) и (3) зависимости относительных показателей (R^2 / M) фитомаассы березы и осины от определяющих факторов

Обозначения констант при факторах и показателях адекватности уравнений	Фитомаасса в абсолютно сухом состоянии, т/га				Фитомаасса кроны в свежем состоянии, т/га			
	ствол		ветви		листья		всего	
	в т.ч. кора		в т.ч. кора		в т.ч. кора		в т.ч. кора	
	всего	в т.ч. кора	всего	в т.ч. кора	всего	в т.ч. кора	всего	в т.ч. кора
a_0	-0,5161	-1,6013	1,1207	2,4428	-2,3860	1,3288	-1,4516	
a_1	-	5,4690	-3,0465	-4,5843	-	-	-	
a_2	-0,6093	-5,0526	0,6697	1,1230	-	-2,4105	-	
a_3	0,2931	1,1343	-	-	-	0,8255	-	
a_4	-	0,2975	-	-	-	-	-	
a_5	-	-	-0,2691	-0,2778	-0,2883	-0,2612	-0,2551	
a_6	-	-2,0723	1,6243	-	3,9640	-	3,4529	
a_7	-0,1527	0,2019	-0,6095	-	-1,4444	-0,4316	-1,2618	
a_8	1,6698	-2,5925	1,2758	0,8951	2,7562	1,1147	2,5455	
a_9	0,6866	1,2308	-	-	-	1,1035	-	
a_{10}	-0,7141	1,4976	-	-	-1,0498	-	-1,0934	

чивости относительных показателей фитомассы они, по-видимому, вносят.

Путем аппроксимирования моделей (1)–(3) по таксационным показателям A , N , N_{100} , N_{50} , $N_{D_{cr}}$, заимствованным из ТХР сосны, березы и осины, составленных для Северного Казахстана А.А. Макаренко и В.М.Кричуном (Справочник..., 1980), получены таблицы биопродуктивности при полноте $I, 0$ (табл. 5–7). В лесоустроительной практике необходимы таблицы биопродуктивности для различных полнот, особенно в березниках и осинниках. Сосняки обычно характеризуются высокими полнотами: даже при $z=0,3$ – $0,5$ полнота близка к $I, 0$. Для составления таблиц биопродуктивности для низкополнотных сосняков необходим дополнительный экспериментальный материал. Масса кроны при полноте, меньшей $I, 0$, не может быть получена простым редуцированием соответствующего показателя при полноте $I, 0$. Для табулирования моделей (2)–(3) с целью получения таблиц биопродуктивности для полнот, меньших $I, 0$, необходимо знать для каждого класса возраста при заданной полноте соотношение среднего диаметра и числа стволов на I га. В этой связи принят следующий порядок составления таблиц.

По экспериментальным данным пробных площадей получены зависимости суммы площадей сечений древостоя G ($m^2/га$) от возраста, класса бонитета и относительной густоты для березы (5) и осины (6):

$$1g G = -0,525 + 0,961 1g^2 A - 0,336 1g^3 A + 0,640 1g N_{50} + 0,250 1g z - 0,236 1g^2 z; \quad G = \pm 0,076; \quad R^2 = 0,848; \quad (5)$$

$$1g G = -0,967 + 1,343 1g A - 0,129 1g^3 A + 0,630 1g N_{50} - 1,276 1g^2 z; \quad G = \pm 0,074; \quad R^2 = 0,968 \quad (6)$$

Для каждого класса бонитета уравнения (5) и (6) протабулированы по заданным грациям z и A и построены графики (рис. 1 и 2). Суммы площадей сечений, соответствующие относительным полнотам $0,1$; $0,3$; $0,5$; $0,7$; $0,85$; $0,95$ по классам бонитета и возраста, соединены вертикальными линиями (рис. 1 и 2). Оказалось, что заданному значению относительной полноты в пределах одной породы независимо от класса бонитета и возраста соответствует только одно значение z . Например, в березниках относительной полноте $0,7$ соответствует $z = 0,35$

Продолжение таблицы 4

	1	2	3	4	5	6	7	8
$21(1g^2 1g D_{cp})$		-0,9315	-	-1,3251	-	-3,1735	-1,5974	-2,9033
$\pm G$		0,023	0,033	0,078	0,077	0,105	0,073	0,108
R^2		0,617	0,733	0,758	0,803	0,752	0,793	0,763
				Осина, уравнение (3)				
a_0 (1g A)		7,1366	0,0664	0,4299	0,2573	-0,1565	-0,3942	0,4487
a_1 (1g A)		-2,9838	-1,2293	0,3930	0,4745	-	1,2513	-
a_2 (1g ² A)		-	-	-0,5090	-0,6455	-	-	-
a_3 (1g H ₅₀)		-4,3851	-0,1978	-	-	-	-	-
a_4 (1g ² H ₅₀)		1,7353	-	-0,4827	-0,4330	-0,1374	-	-0,1321
a_5 (1g N)		-4,2436	-0,7368	-	-	-	-	-
a_6 (1g ² N)		0,7912	-	-	-	-0,2335	-	-0,2333
a_7 (1g D _{cp})		-3,7500	-1,0393	-	-	-	-	-
a_8 (1g A 1g N)		1,3402	0,5562	-0,4064	-0,3966	-	-0,5180	-
a_9 (1g A 1g D _{cp})		2,3494	0,7438	-	-	-0,7343	-0,4771	-0,7432
a_{10} (1g N 1g D _{cp})		0,9590	-	-	-	-0,4463	-	-0,4514
a_{12} (1g ² A 1g H ₅₀)		-	-	-	-	-	-0,4039	-
$\pm G$		0,029	0,035	0,079	0,083	0,079	0,086	0,082
R^2		0,666	0,667	0,862	0,898	0,924	0,717	0,923

Округление таблиц 5

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
II класс бонитета															
20	4,4	3,5	15904	15,3	47	17,4	4,0	2,8	1,8	15,7	11,5	5,1	41,0	17,1	15,8
40	11,7	10,7	3092	27,8	169	63,9	7,4	8,6	3,4	37,2	26,1	5,3	115,0	29,7	15,5
60	17,6	17,4	1446	34,4	291	111	8,7	13,0	4,2	46,3	30,3	5,2	175,5	43,1	15,3
80	21,9	23,7	880	38,8	397	151	9,9	17,7	5,1	55,9	34,1	5,6	230,2	59,1	16,6
100	24,9	29,5	612	41,8	479	182	10,7	21,5	5,7	62,6	35,8	6,0	272,1	70,4	18,7
120	27,0	34,9	462	44,2	544	206	11,5	24,6	6,1	67,9	36,5	6,7	305,2	75,9	21,5
III класс бонитета															
20	3,7	2,9	20909	13,8	38	14,2	3,8	2,4	1,6	13,3	9,6	4,9	34,8	16,5	15,1
40	9,9	8,8	4127	25,1	133	51,8	6,7	6,8	2,9	30,6	21,9	4,6	93,8	23,7	13,5
60	14,9	14,4	1909	31,1	229	89,4	7,7	10,4	3,7	39,3	26,8	4,5	143,6	33,9	13,1
80	18,6	19,5	1172	35,0	311	121	8,3	13,6	4,2	45,2	29,4	4,7	184,5	43,6	13,8
100	21,1	24,3	839	37,7	373	144	8,7	16,2	4,6	50,9	31,2	4,9	216,0	51,7	14,9
120	22,9	28,8	612	39,9	424	161	9,1	19,0	5,1	54,6	32,2	5,6	240,2	56,2	17,4
IV класс бонитета															
20	3,0	2,3	29663	12,3	31	11,7	3,5	1,9	1,4	10,6	7,4	4,8	29,0	15,9	14,8
40	8,1	7,0	5816	22,4	102	41,1	6,5	6,0	2,7	28,0	20,4	4,4	79,5	21,9	12,6
60	12,2	11,4	2713	27,7	173	69,8	6,7	8,0	3,1	31,6	22,6	3,9	113,3	25,8	11,2
80	15,1	15,5	1652	31,2	232	92,4	7,0	10,9	3,7	37,8	26,2	4,1	145,2	33,9	11,7
100	17,2	19,3	1150	33,7	280	109	7,0	13,2	4,1	42,0	28,3	4,4	168,6	40,1	12,7
120	18,7	22,9	863	35,6	317	120	7,0	15,4	4,4	45,5	29,7	4,8	185,7	44,4	14,4

Задача педикции биологической продуктивности почвы основных островных боров Кавказа. 5

А, лет	Ордине H, D, M	N, гек/га	C, м ² /га	M, м ³ /га	Угол наклона в различных условиях, т/га										Угол наклона про- изв. в скелет	
					откос	взлвм	корни	хвост	по	соотнош, т/га	вс-	по	взлвм	корни		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
						вс-	взлвм	вс-	взлвм	вс-	взлвм	вс-	взлвм	вс-	взлвм	
						по	по	по	по	по	по	по	по	по	по	

1 класс дождевого

20,5,1	4,2	12202	16,9	56	20,5	4,5	3,8	2,2	21,4	15,6	5,6	50,9	20,2	17,7				
40,13,5	12,9	2341	30,6	208	76,5	8,1	11,2	4,0	45,6	31,4	6,2	139,3	38,6	18,1				
60,20,4	21,0	1094	37,9	364	133	10,0	17,4	5,2	57,5	36,1	6,3	216,3	59,8	18,6				
80,25,3	28,5	668	42,6	495	185	11,5	23,1	6,1	66,0	39,0	6,7	232,8	81,0	20,2				
100,28,6	35,5	465	46,0	601	236	12,9	27,8	6,8	76,0	39,7	7,3	338,1	94,8	22,9				
120,31,3	42,0	351	43,8	680	237	14,3	32,3	7,4	83,7	41,1	8,1	381,1	104	26,6				

9 пилораг элинеглокод

41	35	1,041	9,6	6,8	5,72	6,22	211	522	4,72	006	8,61	0,61	08
41	27	4,611	8,6	4,9	1,61	5,81	8,96	561	6,52	121	5,91	6,41	09
41	13	9,47	5,6	0,5	6,1	0,71	1,1	41	5,22	521	2,2	0,41	04
9	41												
6	53	2,2	2,2	2,0	4,5	5,7	22,5	46	13,8	762	8,4	4,4	20
10	20	59,0	2,6	3,2	7,8	10,2	48,6	102	19,2	288	9,2	4,11	04
10	27	81,3	2,6	4,4	11,3	13,4	67,4	142	22,2	132	5,12	0,41	08
6	53	98,2	5,2	5,5	4,41	5,16	81,3	168	5,72	438	0,51	4,51	08
7,0 А Л О Н П													
I класс бонитета													
14,1	49,3	69,5	3,1	5,2	11,8	8,4	54,6	62	13,6	937	13,6	10,9	20
28,1	97,7	186,3	6,2	9,2	31,1	19,5	149	168	20,0	378	25,9	19,7	04
31,3	127	245,9	7,0	12,0	48,9	24,9	190	227	22,8	393	35,1	24,2	09
27,3	141	257,1	1,9	13,1	60,0	26,8	191	239	23,3	141	2,2	4,26	08
II класс бонитета													
11,1	33,4	49,0	4,4	4,0	8,8	6,7	37,8	52	12,2	1229	11,2	9,2	20
19,6	62,1	123,8	4,4	7,0	21,4	14,3	98,0	133	17,1	487	21,9	16,7	04
20,7	78,0	160,0	4,7	9,0	32,3	17,5	123	175	20,4	302	29,3	20,5	09
18,5	89,2	174,7	4,2	10,5	40,5	19,8	130	194	21,8	223	35,3	22,9	08
III класс бонитета													
9,2	30,0	35,4	2,1	3,1	6,7	5,3	26,6	43	10,9	121	9,0	7,4	20

Земля пашини биологической продуктивности березовых древостоев колочных лесов Северного Казахстана, совмещенной с ТХР (Стрелочник..., 1980)

таблица 6

А, дер	Средние		N, кг/га	G, м ² /га	M, м ³ /га	Фитомасса в абсолютном сухом состоянии, т/га						Фитомасса в от- носительном со- стоянии, т/га	
	H, м	D, см				Стебли		Ветви		Листья по	Листья по	Всего по	Всего по
						Всего по	В т.ч. кора	Всего по	В т.ч. кора				
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

ПОДНОГА I,0

I класс бонитета

20	10,9	9,7	2639	19,5	101	60,8	11,3	13,3	6,3	3,9	78,0	39	17
40	19,7	18,5	1064	28,6	242	149	24,8	29,2	9,8	6,8	185,0	70	27
60	24,2	25,0	664	32,6	330	199	33,4	46,4	13,1	8,0	253,4	99	31
80	26,7	30,1	481	34,2	376	224	40,8	60,5	15,7	7,7	292,2	123	30

II класс бонитета

20	9,2	8,0	3461	17,4	77	42,0	8,7	9,3	4,4	3,0	54,3	27	13
40	16,7	15,4	1363	25,4	187	103	18,6	20,0	7,3	4,9	127,9	48	20
60	20,5	20,9	851	29,2	254	133	24,7	30,6	3,6	5,5	174,1	65	21
80	22,6	25,1	629	31,1	296	160	30,3	40,7	12,0	5,4	206,1	84	21

III класс бонитета

20	7,6	6,4	4849	15,6	62	31,3	7,1	7,0	3,3	2,6	40,9	20	11
----	-----	-----	------	------	----	------	-----	-----	-----	-----	------	----	----

И О И Н О Т А I.O													
Ia maoo bohmata													
IO	7,2	5,7	6308	16,4	63	25,0	5,8	7,I	4,0	2,5	34,6	2I	IO
20	I3,9	IO,6	3034	26,7	178	76,6	I3,I	I3,8.	6,6	3,7	94,I	37	I5

Казахстана, совмещенной с ТПР (Справочник..., 1980)													
А, лет	Средние И, Д, М	и, экз/га	г, м ² /га	м, м ³ /га	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га								
					ствол	ветки	ли-сто-	го	все-го	в т.ч. лс			
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II	12	13	14

Казахстана, помещенной с ТХР (Справочник..., 1980)

Росты таежных смолистых пород
таежных пород

Таблица 7

Рост таежных смолистых пород в условиях лесов Северного

Таблица 7

Ожидание таблиц 6													
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
60	17,3	26,7	230	13,0	98	62,4	9,5	14,3	5,2	1,7	78,9	38,4	8,5
80	19,0	32,0	171	13,8	107	64,2	10,2	7,6	5,9	1,4	83,2	40,6	7,1
IV класс бетона													
20	6,4	7,8	1449	6,9	27	15,7	3,8	3,8	1,8	1,2	20,7	14,5	5,5
40	11,4	14,9	549	9,6	57	31,4	5,7	6,6	2,8	1,3	39,3	18,9	6,2
60	14,0	20,3	347	11,2	74	38,3	6,4	9,1	3,5	1,2	43,6	21,4	5,8
80	15,4	24,3	263	12,2	82	40,0	6,8	10,5	4,1	1,0	51,6	22,7	4,8

Продолжение таблицы 6

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
40	14,0	17,1	683	15,8	106	64,1	10,5	14,2	5,1	3,1	81,4	37,8	13,7
60	17,3	23,1	430	18,1	139	80,2	12,7	20,3	6,5	3,2	103,7	45,9	13,7
80	19,0	27,8	320	19,4	154	86,0	14,2	24,8	7,5	2,8	113,6	52,0	11,9
IV класс бонитера													
20	6,4	6,8	2706	9,7	36	19,3	4,5	4,9	2,2	1,9	26,1	15,7	8,1
40	11,4	12,9	1025	13,4	73	40,1	7,3	8,6	3,3	2,2	50,9	23,1	9,5
60	14,0	17,5	648	15,7	102	50,1	8,6	11,8	4,2	2,1	64,0	26,1	8,9
80	15,4	21,0	432	17,2	113	54,3	9,5	14,1	4,9	1,8	70,2	29,3	7,6
II O L H O T A O,5													
I класс бонитера													
20	10,9	15,7	501	9,8	43	48,0	7,5	8,5	4,1	1,8	58,3	49,9	9,1
40	19,7	30,0	202	14,3	114	126	15,8	22,2	7,1	3,4	151,6	92,4	17,9
60	24,2	40,6	126	16,3	152	154	19,0	34,2	9,2	3,7	191,9	112	19,1
80	26,7	48,9	91	17,1	160	151	19,8	41,3	10,4	3,0	195,3	118	16,0
II класс бонитера													
20	9,2	13,0	658	8,7	37	33,0	5,9	6,6	3,3	1,4	41,0	33,5	7,3
40	16,7	25,0	259	12,7	92	81,3	11,5	15,5	5,5	2,4	99,2	57,1	12,5
60	20,5	33,9	162	14,6	120	93,3	13,3	23,1	7,1	2,5	123,9	67,6	12,7
80	22,6	40,5	120	15,6	132	100	14,3	27,8	8,1	2,1	129,9	71,3	10,7
III класс бонитера													
20	7,6	10,4	921	7,8	31	22,4	4,6	5,1	2,5	1,3	28,8	22,2	6,1
40	14,0	19,7	366	11,2	75	51,4	8,3	10,4	4,1	1,8	63,6	33,3	8,8

Линия электрода													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
5,9	2,5	5,9	9,1	8,8	I, II	4,9	8,9	6,2	2,6	2,0	2,9	4,9	0,9
4,7	4,9	5,9	0,0	1,8	5,9	4,9	0,0	1,2	4,7	5,9	5,9	2,1	5,1
6,2	4,7	4,0	2,3	5,9	0,0	1,1	1,1	8,1	2,5	2,5	2,6	5,1	3,1
8,8	2,2	4,7	2,5	2,2	3,8	4,5	4,5	0,0	1,2	1,2	1,2	7,2	6,7
9,4	5,9	6,7	6,1	0,0	4,2	4,8	3,3	4,1	4,2	9,8	9,8	9,1	8,1
6,6	4,7	7,2	2,2	9,8	9,9	4,8	3,3	4,1	9,8	8,0	8,0	8,2	9,1
4,0	4,6	0,0	4,2	0,0	4,2	2,8	1,3	4,1	1,8	3,9	3,9	5,1	8,1
6,0	8,7	4,7	4,2	5,2	9,4	5,9	3,3	3,3	8,7	8,7	8,0	2,6	1,0
7,2	4,1	4,1	0,0	2,6	2,2	5,8	5,8	3,3	2,6	6,6	6,6	0,4	0,5
8,8	4,9	9,0	2,2	4,0	8,1	8,0	9,5	3,2	2,9	1,0	1,0	9,2	7,1
6,0	0,3	7,8	9,2	8,8	4,1	5,0	4,4	4,1	3,2	4,3	4,3	0,3	3,1
4,1	3,9	6,0	0,3	9,8	2,2	9,9	4,4	4,1	4,3	4,3	4,3	2,1	7,1
1,2	8,7	1,5	0,3	9,9	2,2	9,4	6,5	2,0	6,2	9,4	9,4	2,1	4,1
0,0	9,9	0,0	2,2	4,3	2,2	1,4	5,2	9,0	2,0	4,0	4,0	1,9	3,9
4,6	9,2	3,7	5,2	5,0	8,1	5,2	8,1	4,3	1,9	1,6	8,3	4,2	0,5
9,1	4,7	6,0	6,2	6,6	0,2	4,2	9,0	5,3	4,7	4,3	8,3	8,0	0,7
1,3	6,8	2,6	3,8	8,8	4,6	4,1	2,6	3,0	5,2	6,1	6,1	0,8	0,3
9,3	9,3	8,2	4,3	0,0	6,8	0,0	9,2	4,2	4,3	9,3	2,3	6,3	6,3

Линия электрода

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
10	6,3	4,1	1,2	14,6	3,1	20,7	4,8	5,2	3,0	2,0	2,9	1,3	8
20	10,1	7,4	4,9	21,1	1,0	47,5	8,6	9,2	4,5	2,7	5,4	2,4	11
30	13,8	12,4	21,4	25,9	1,1	7,3	12,0	14,3	6,1	3,0	9,4	3,4	12
40	16,6	18,3	11,8	29,4	2,8	92,8	14,1	19,9	7,6	2,9	11,6	4,3	11
50	18,8	25,3	6,3	33,0	2,7	1,0	15,4	27,1	9,4	2,7	13,7	5,3	10
10	5,0	3,1	1,6	13,1	3,8	16,4	3,8	4,1	2,4	1,7	22,2	1,1	7
20	10,1	7,4	4,9	21,1	1,0	47,5	8,6	9,2	4,5	2,7	5,4	2,4	11
30	13,8	12,4	21,4	25,9	1,1	7,3	12,0	14,3	6,1	3,0	9,4	3,4	12
40	16,6	18,3	11,8	29,4	2,8	92,8	14,1	19,9	7,6	2,9	11,6	4,3	11
50	18,8	25,3	6,3	33,0	2,7	1,0	15,4	27,1	9,4	2,7	13,7	5,3	10
10	7,2	7,2	2,3	11,5	4,8	24,4	4,7	3,8	4,2	2,6	30,6	21,5	10,3

Линия электрода

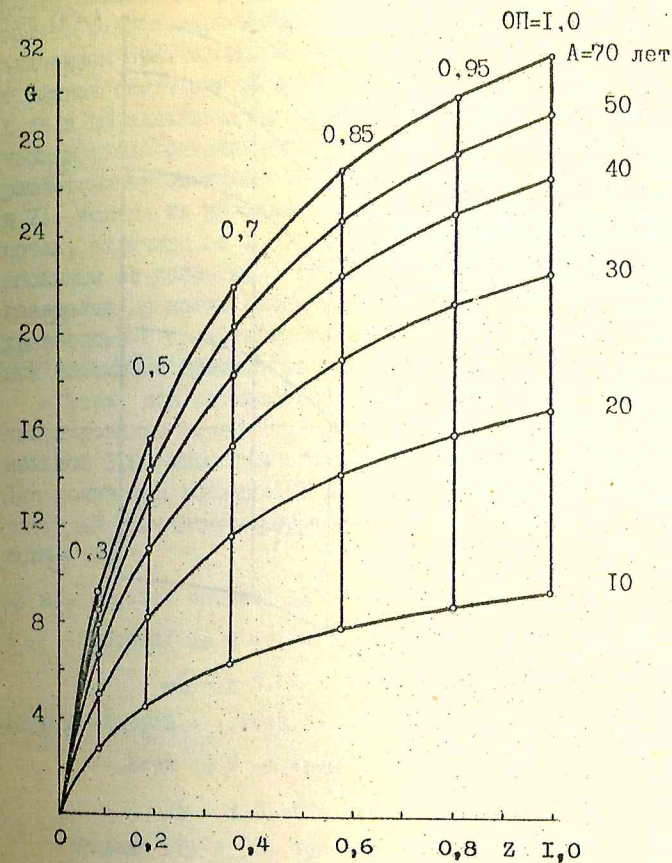


Рис. 1. Зависимость суммы площадей сечения (G) березовых древостоев I класса бонитета от возраста и относительной густоты; ОП – относительная полнота

Окончание таблицы 7													
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
20	13,9	13,0	1001	13,4	94,3	52,2	6,9	7,3	6,2	3,1	62,6	36,4	12,2
30	18,0	19,6	527	16,1	136	72,8	8,1	9,9	7,6	2,8	85,5	45,5	11,2
40	20,8	26,4	321	17,6	165	66,6	8,3	11,9	8,4	2,4	100,1	60,2	9,4
50	22,7	33,3	213	18,6	181	52,4	7,9	13,3	8,8	1,9	107,1	52,0	7,6
I класс бонитета													
10	6,3	5,0	3706	7,3	33,2	16,3	3,6	3,0	3,1	2,2	23,5	16,1	9,1
20	12,4	12,0	1060	12,1	77,0	41,4	5,8	6,6	5,8	2,8	50,8	32,3	11,0
30	16,4	18,9	525	14,8	111	56,1	6,8	9,4	7,4	2,5	70,0	42,9	10,0
40	19,3	25,7	320	16,6	136	68,8	7,0	11,3	8,3	2,1	82,2	48,6	8,4
50	21,4	32,3	220	18,0	155	75,1	6,9	12,5	8,8	1,8	89,4	51,6	7,0
II класс бонитета													
10	5,0	3,9	5404	6,6	27,8	14,2	3,1	2,4	2,7	2,0	18,6	13,3	8,2
20	10,1	9,1	1619	10,6	64,5	31,4	5,2	4,8	4,8	2,6	38,8	27,1	10,3
30	13,8	15,2	706	13,0	90,9	43,9	5,8	7,1	6,2	2,3	53,3	37,0	9,3
40	16,6	22,5	369	14,7	109	52,6	5,8	9,5	7,3	1,9	64,0	44,4	7,6
50	18,8	31,1	210	16,0	117	57,3	5,3	12,0	8,3	1,5	71,3	49,7	5,8
III класс бонитета													
20	7,9	7,1	2234	8,8	51,0	24,5	4,3	3,9	3,9	2,4	30,8	22,6	9,5
30	11,3	14,3	675	10,8	66,9	34,4	4,4	7,0	5,8	2,0	43,4	34,3	7,9
40	13,9	21,5	341	12,4	77,9	40,6	4,2	9,4	6,8	1,6	51,6	42,0	6,2
50	16,0	28,1	221	13,7	87,2	44,1	4,1	10,8	7,4	1,3	56,2	46,9	5,0

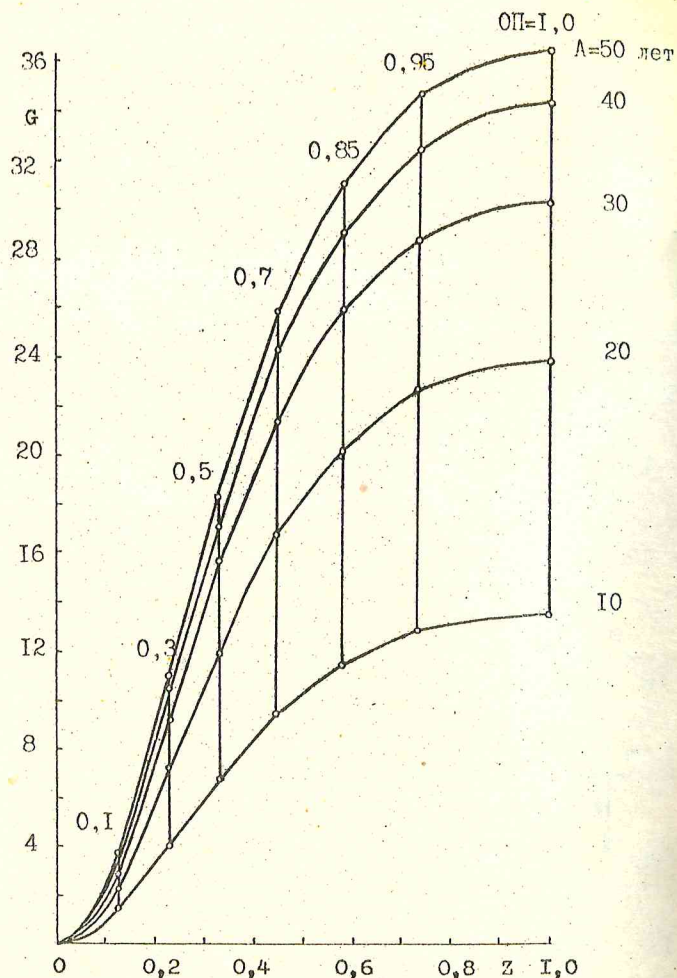


Рис. 2. Зависимость суммы площадей сечения (G) осиновых древостоев Iа класса бонитета от возраста и относительной густоты

(рис.1), а в осинниках — $z = 0,45$ (рис.2). Это дало возможность вывести унифицированные зависимости относительных полнот от относительных густот (Усольцев, 1985б). По известным значениям сумм площадей сечений при полнотах 0,7 и 0,5 с графиков сняты значения z , переведены на число стволов на I га и по значениям суммы площадей сечений и полученным значениям числа стволов для каждого класса возраста и бонитета расчетным путем выведены значения среднего диаметра (табл.6 и 7). Исходя из условия постоянства класса бонитета при полнотах, отличных от I,0, значения средних высот приняты независимыми от полноты. Полученные соотношения таксационных показателей не могут рассцениваться в качестве основы ТХР для древостоев с полнотами, меньшими I,0, а служат лишь для оценки фитомассы древостоев в статике.

Итак, для составления таблиц биопродуктивности путем табулирования моделей (2) и (3) для древостоев с полнотой, меньшей I,0, известны все исходные данные, кроме запаса M . Для получения последнего по экспериментальным данным пробных площадей рассчитаны регрессионные уравнения для березы (7) и осины (8):

$$\lg M = -0,2891 + 0,9407 \lg^2 A - 0,4490 \lg^3 A + 0,4418 \lg^2 N_{50} + 0,5021 \lg N + 0,9875 \lg A \lg D_{cp} + 0,3093 \lg N \lg D_{cp}; \quad (7)$$

$$r = \pm 0,074; \quad R^2 = 0,940;$$

$$\lg M = -2,1628 + 1,7888 \lg A - 0,3461 \lg^2 A + 0,3377 \lg^2 N_{50} + 1,6238 \lg N - 0,4506 \lg^2 N - 0,6628 \lg N \lg D_{cp}; \quad (8)$$

$$r = \pm 0,069; \quad R^2 = 0,988$$

Модели (7) и (8) протабулированы по исходным данным A , N , D_{cp} , N_{50} для древостоев с полнотами 0,7 и 0,5, затем по полученным значениям запаса и тем же данным A , N , D_{cp} и N_{50} протабулированы модели (2) и (3) и в итоге получены эскизы таблиц биопродуктивности древостоев с полнотами, меньшими I (табл.6 и 7).

Таблицы биопродуктивности березы и осины (табл.6 и 7) при полноте I,0 в самых общих чертах подтверждают известные закономерности накопления с возрастом общей надземной фитомассы березы и осины в лесах европейской части СССР (Молганов,

1974; Науменко, 1978), однако у осины они отличаются более ранним наступлением кульминационного периода. В сосняках (табл. 5) Ia-I классов бонитета с возрастом нарастают все фракции фитомассы, а во II-IV классах масса хвои после кульминации в 10-30 лет снижается и к возрасту спелости вновь нарастает. Показатели общей массы корней и тонкой их фракции применимы лишь к соснякам на почвах, подстилаемых песками, супесями и суглинками.

3. Биопродуктивный подход к исследованию оптимальных и предельных ценотических состояний древостоев

Исследование оптимальных и предельных ценотических состояний древостоев представляет дальнейшее развитие теории биопродуктивности и является теоретической основой оптимизации лесовыращивания. Обобщив экспериментальные и теоретические исследования продуктивности древостоев, В.В. Кузьмичев (1985) приходит к выводу о наличии трех типов колоколообразных кривых продуктивности: в связи с густотой (при стабильных возрасте и условиях произрастания), с возрастом (в одних и тех же условиях произрастания) и с изменением условий произрастания (при стабильном возрасте). Однако убедительных доказательств, подтвержденных однозначными экспериментальными решениями на основе применения корректных количественных методов, пока не представлено. Если конкретизация закономерности второго типа затруднена вследствие действия временного фактора и в силу эволюции (экогенеза) биогеоценозов, а реализация закономерности третьего типа вообще сомнительна, то количественное описание закономерности первого типа, казалось бы, существенных ограничений не имеет. Тем не менее нет единого мнения исследователей даже относительно самого факта существования колоколообразной кривой. Так, А.И. Буздин и Л.С. Шенниченко (1980) полагают, что "...оптимальной густотой, обеспечивающей максимальный запас стволовой древесины, служит та наибольшая густота, которой характеризуются древостои" (с. 59), отмечая в то же время, что при чрезмерном перегущении запас древостоев снижается, и не уточняют количественных соотношений "наибольшей густоты" и "чрезмерного перегущения". А.И. Пилигин (1966) приходит к выводу о наличии колоколообразной

кривой зависимости текущего прироста по запасу от полноты, а Р. Куртис (Curtis, 1967) демонстрирует практически линейный ее характер. И. Полляшютц (Polleschütz, 1968) устанавливает колоколообразную зависимость текущего прироста, но не от полноты, а от частного от деления верхней высоты на сумму площадей сечений. Неоднозначность выводов усугубляется тем, что исследуются различные виды, и если в экспериментах с однолетними сельхозкультурами имеет дело практически с одной ассимилирующей массой (Синьгин, 1975), то в случае с деревьями анализируют либо показатели запаса стволов (или суммы площадей сечений), характеризующиеся длительным кумулятивным процессом роста, либо показатели текущего прироста как дифференциала запаса.

Вывод А.А. Онучина и А.Н. Борисова (1984) о наличии в сосняках одного возраста и класса бонитета некоторого интервала запасов, которому соответствует максимальная масса хвои, наводит на мысль, что для адекватного количественного выражения оптимальных и предельных ценотических состояний древостоев необходимо учитывать структуру фитомассы по составным фракциям. Вследствие саморегуляции числа деревьев древостой не достигает предельной густоты, а лишь приближается к ней в той или иной степени. Поэтому количественное выражение предельного состояния всегда сопряжено с экстраполяцией экспериментальных данных, для чего масса листьев как наиболее динамичная фракция в сравнении со структурой, характеризующими кумулятивный процесс роста, более информативна.

Реализация системного подхода требует вскрытия механизма воздействия факторов на результирующий признак, расчленения интегральных показателей на исходные составляющие. Известно, например, что сумма площадей сечений древостоя является интегральным показателем — функцией площади сечения среднего дерева и числа стволов на 1 га. Последние, в свою очередь — монотонные функции возраста, первая из которых возрастная, а вторая — убывающая. Г.Б. Кофман и В.В. Кузьмичев (1979), В.В. Кузьмичев (1980) расчленили закономерность изменения суммы площадей сечений с возрастом на названные составляющие и установили, что эти суммы для древостоев разной густоты меняются с возрастом по колоколообразным кривым, максимумы которых разнесены по возрасту и величине и расположе-

ны на одной отбавке. В основе закономерности изменения продуктивности древостоя в статике в связи с густотой также находится две составляющие: увеличение продуктивности с густотой древостоя при фиксированном среднем диаметре и снижение среднего диаметра при увеличении густоты.

Для количественного выражения предельных и оптимальных ценотических состояний древостоев и с целью анализа изменения соотношений различных фракций в связи с определяющими факторами использована структура моделей (I)-(3). В дальнейшем изложении ссылки на эти уравнения подразумевают в них показатели p_1 , без запаса M . Последний ранее был введен с целью наиболее тесной привязки моделей к ТХР, а при анализе соотношения фракций фитомассы необходимости в этом показателе нет. Аппроксимированные показатели фитомассы (табл.8 и 9) в отличие от относительных (p_1/m) можно назвать абсолютными. В экологическом аспекте представляет особый интерес исследование соотношений надземных и подземных фракций древостоев, однако метод среднего дерева, по которому рассчитана масса корней на 1 га (табл.5), для этой цели, по-видимому, недостаточно точен. Поэтому соответствующие уравнения (I)-(3) для массы корней в данном случае не рассчитывались.

Количественное выражение оптимальных и предельных ценотических состояний древостоев предполагает исследование закономерностей изменения продуктивных показателей по моделям (I)-(3) (табл.8 и 9) при стабильных условиях произрастания (фиксированном классе бонитета), но при различных уровнях прочих определяющих факторов - возраста, густоты и среднего диаметра древостоя. Морфометрическая специфика онтогенеза конкретного древостоя определяется зависимостью его среднего диаметра от возраста и густоты. Если известна названная зависимость, то при подстановке ее в уравнения (I)-(3) получаем прогностическую функцию динамики фитомассы этого древостоя. Содержательный анализ морфометрических показателей древостоев пробных площадей (табл.1 и 2) в связи с возрастом, густотой и классом бонитета показал, что зависимость среднего диаметра от этих факторов может быть выражена уравнением Кобба-Дугласа

$$D_{CP} = a_0 \cdot A^{a_1} \cdot N^{a_2} \cdot H_{50}^{a_3} \quad (9)$$

Таблица 8

Характеристика уравнений вида (I), выражающих зависимость абсолютных показателей (p_1 , т/га) надземной фитомассы сосняков в абсолютно сухом состоянии от определяющих факторов

Обозначения констант при факторах и показатели адекватности уравнений	Ствол		Ветви		Хвоя
	всего	в т.ч. кора	всего	в т.ч. кора	
a_0	-3,0476	-7,8588	0,0965	-1,8809	-1,6516
$a_1 (1g A)$	-	16,5522	-3,8116	-	-
$a_2 (1g^2 A)$	-	-11,3924	1,6269	-1,9224	-2,7408
$a_3 (1g^3 A)$	0,2822	2,2998	-	1,4369	1,6586
$a_4 (1g H_{100})$	1,3460	-	-	-	-
$a_5 (1g N)$	0,7408	3,6786	1,9043	2,5932	2,0350
$a_7 (1g^2 N)$	0,1011	0,6142	-0,3730	-0,5375	-0,9320
$a_8 (1g D_{CP})$	1,6512	-	3,8268	-	-
$a_9 (1g A 1g N)$	-	-10,2067	-	-	3,1439
$a_{10} (1g A 1g D_{CP})$	0,8639	-	-	5,7700	6,5908
$a_{11} (1g N 1g D_{CP})$	-	1,0400	-1,1272	-1,0783	-1,9697
$a_{12} (1g^2 A 1g H_{100})$	-	0,5394	-	-	-
$a_{13} (1g^2 A 1g N)$	-	6,6426	-	-	-1,4430
$a_{14} (1g^2 A 1g D_{CP})$	-0,6275	-	-0,5525	-3,1255	-3,2925
$a_{15} (1g^3 A 1g N)$	-	-1,3376	-	-0,1964	-
$\pm \sigma$	0,053	0,069	0,119	0,111	0,128
R^2	0,988	0,967	0,850	0,703	0,484

Таблица 9

Характеристика уравнений вида (2) и (3), выражающих зависимость абсолютных показателей (p_1 , т/га) надземной фитомассы березняков и осинников в абсолютно сухом состоянии от определяющих факторов

Обозначения констант при факторах и показатели адекватности уравнений	Ствол		Ветви		Листья
	древесина	кора	древесина	кора	
I	2	3	4	5	6

Береза, уравнение (2)

a_0	-2,7383	-3,7137	-0,2715	-0,6466	-2,8600
$a_1 (1g A)$	-	1,4389	-7,2039	-5,6379	-
$a_2 (1g^2 A)$	0,1161	-0,4047	5,2339	4,2693	-
$a_3 (1g^3 A)$	-	-	-1,2196	-1,0279	-
$a_4 (1g H_{50})$	1,4774	1,8439	0,8628	0,9981	-
$a_5 (1g^2 H_{50})$	-	-	-	-	0,2255
$a_6 (1g N)$	-	-	2,8683	2,4739	3,2447
$a_7 (1g^2 N)$	-	-	-0,7351	-0,6332	-0,9278
$a_8 (1g D_{cp})$	2,0070	-	2,7955	2,0835	3,1149
$a_9 (1gA 1gN)$	0,9613	0,5442	-	-	-
$a_{10}(1gA 1gD_{cp})$	-	0,6701	-	-	-0,3385
$a_{11}(1gN 1gD_{cp})$	-0,5612	-	-1,6252	-1,3997	-1,7620
$\pm \sigma$	0,069	0,078	0,081	0,079	0,074
R^2	0,958	0,916	0,938	0,871	0,799

Окончание таблицы 9

I	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Осина, уравнение (3)

a_0	6,3487	2,4588	-12,6447	-14,1237	-7,7101
$a_1 (1g A)$	3,1218	1,4433	9,3627	10,6239	-
$a_2 (1g^2 A)$	-0,9048	-0,2617	-0,8155	-1,0492	1,6035
$a_3 (1g H_{50})$	-14,4286	-8,1945	-	-	-
$a_4 (1g^2 H_{50})$	6,1060	3,5550	-	-	-1,8006
$a_5 (1g N)$	0,6645	1,8798	10,0579	11,4764	9,5751
$a_6 (1g^2 N)$	-0,0906	-0,5884	-1,7909	-2,0134	-2,0321
$a_7 (1g D_{cp})$	-	1,3036	8,6298	9,8326	8,8101
$a_8 (1gA 1gN)$	-	-	-4,6478	-5,3426	-3,7794
$a_9 (1gA 1gD_{cp})$	0,6282	-	-4,9773	-5,8013	-5,3506
$a_{10}(1gN 1gD_{cp})$	-	-0,8288	-2,1593	-2,4052	-2,6367
$a_{11}(1gA 1gH_{50})$	-	-	-	-	5,4076
$a_{12}(1g^2 A 1gH_{50})$	-	-	-	-	-1,3353
$\pm \sigma$	0,074	0,063	0,080	0,084	0,071
R^2	0,989	0,980	0,978	0,959	0,969

Уравнения (9) (табл.10) и, соответственно, в зависимости от древесной породы - (1), (2) или (3) образуют рекуррентную систему, когда зависимая переменная D_{cp} предшествующего уравнения (9) выступает в качестве одной из независимых переменных в последующих -(1)-(3). Подобные системы уравнений Е.М.Четыркин (1977) применяет в эконометрии и называет их не рекуррентными, а рекурсивными. На рис.3 для пояснения

Таблица 10

Характеристика уравнений (9)

Древесная порода	Константы				$\pm G$	R^2
	a_0	a_1	a_2	a_3		
Сосна	0,0259	0,6562	-0,2668	1,2540	0,046	0,968
Береза	0,2366	0,6184	-0,2593	0,6371	0,041	0,974
Осина	0,7240	0,4534	-0,5033	0,5541	0,043	0,984

принципа "работы" рекуррентной системы уравнений (9) и (2) дана их геометрическая интерпретация для березовых древостоев III класса бонитета в возрасте 50 лет. Уравнение (9) при $A = 50$ лет и $N_{50} = 16$ м приводится к парной зависимости $D_{cp} = f(N)$, описываемой аллометрической функцией (кривая 1). Проекция ее на поверхность, представленную набором линий равных густот (3) и диаметров (4) и описываемую уравнением (2) для массы листвы, дает линию (2). Проекция последней на вертикальные плоскости $P - D_{cp}$ и $P - N$ дает колоколообразные зависимости (5) и (6), соответственно, $P = f(D_{cp})$ и $P = f(N)$. Аналитически эта процедура выполнена в два этапа. На первом протабулированы уравнения (9) по заданным значениям возраста, густоты и класса бонитета. На втором - по полученным значениям среднего диаметра и тем же значениям возраста, густоты и класса бонитета протабулированы уравнения (1)-(3) для абсолютных показателей фитомассы, представленные в табл.8 и 9. Графическая интерпретация результатов табулирования зависимости массы хвои (листвы) с увеличением густоты древостоя в статике (рис.4а, 5а, 6а) позволила установить наличие линии предельной густоты, огибающей возрастную набор колоколообразных кривых. Наличие такой линии означает, что фотосинтетический аппарат может функционировать лишь до определенной густоты, за пределами которой древостой не может существовать.

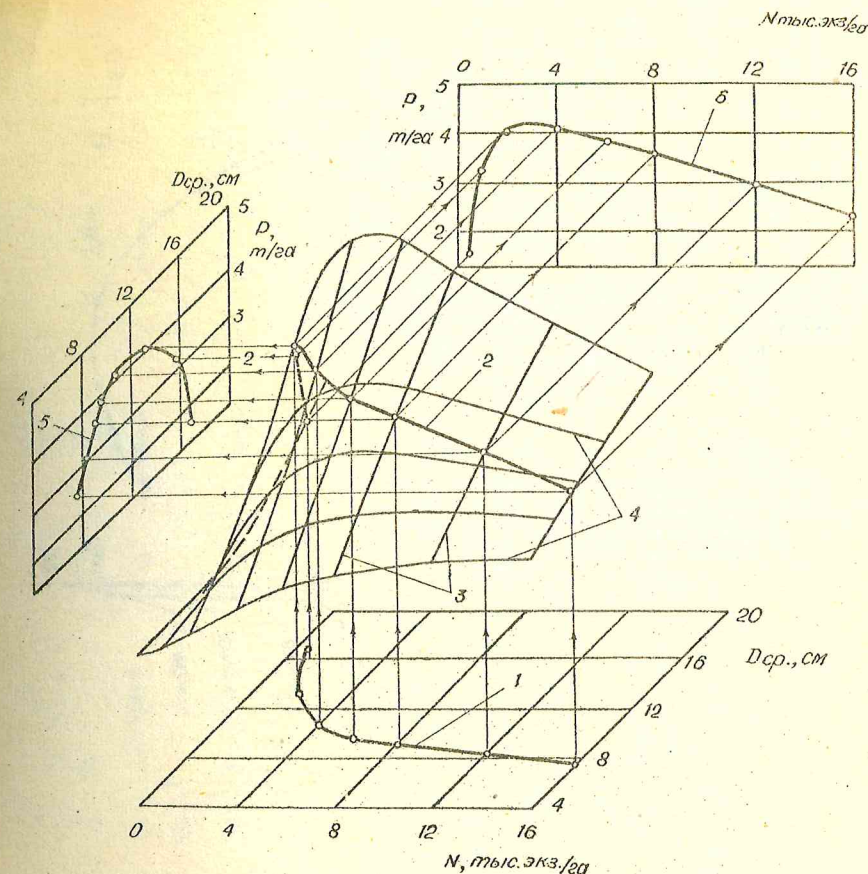


Рис. 3 . Геометрическая интерпретация рекуррентной системы уравнений (9) и (2) для массы листвы (P , т/га) березовых древостоев III класса бонитета в возрасте 50 лет;

- 1 - кривая зависимости $D_{cp} = f(N)$;
 2 - проекция линии 1 на поверхность, описываемую уравнением $P = f(N, D_{cp})$;
 3 - линии равной густоты; 4 - линии равного диаметра; 5 - кривая зависимости $P = f(D_{cp})$; 6 - кривая зависимости $P = f(N)$

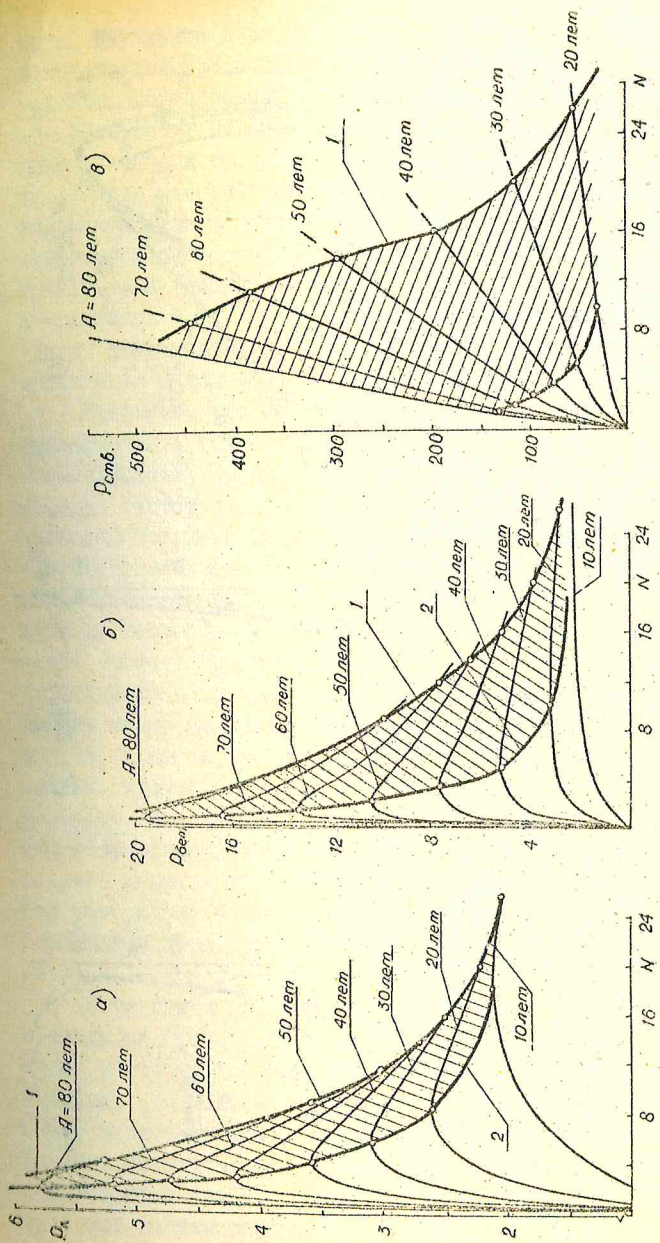


Рис. 5. Изменение массы (P , г/г) и плотности (N) древесины в связи с возрастом (A) и временем (t , лет) для различных пород древесины. 1 и 2 — линии предельной и оптимальной влажности.

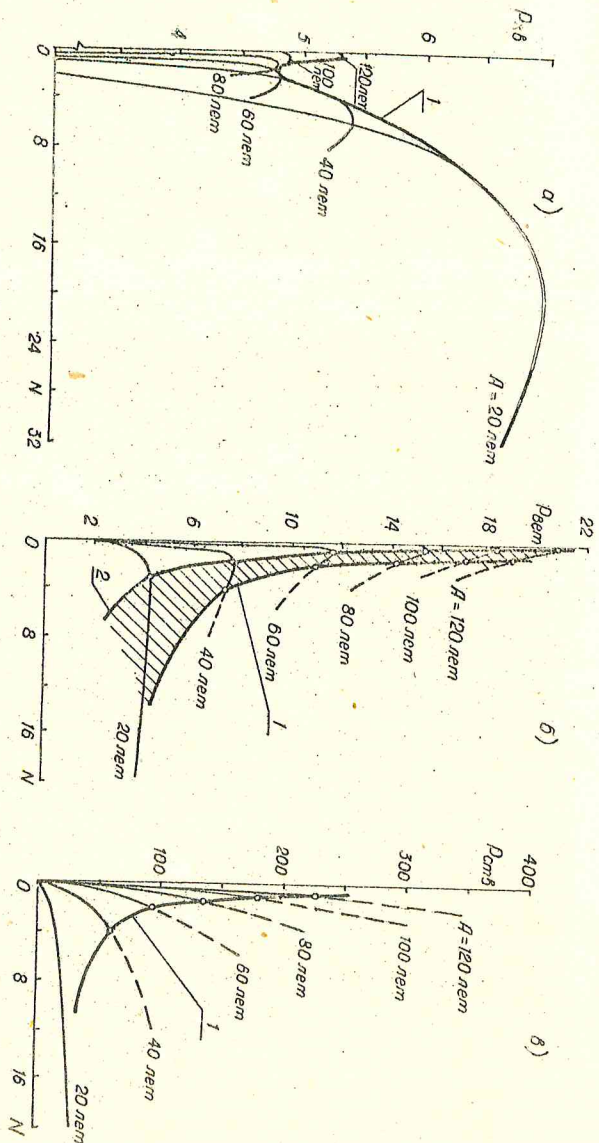


Рис. 4. Изменение массы (P , г/г) и плотности (N) древесины в связи с возрастом (A) и временем (t , лет) для различных пород древесины. 1 и 2 — линии предельной и оптимальной влажности.

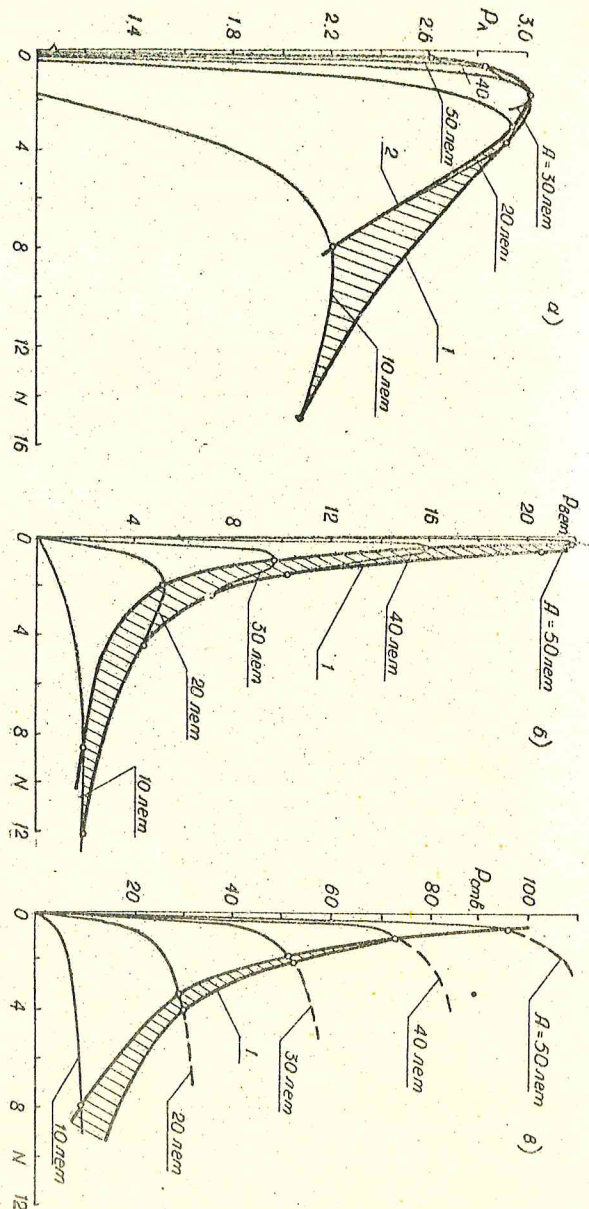


Рис. 6. Изменение массы (R , т/га) листвы (а), древесины ветвей (б) и древесины ствола (в) в связи с возрастом (А) и плотностью (N, тис. экз./га) осинных древостоев II класса бонитета. 1 и 2 — линии предельной и оптимальной

вять. Изменение с возрастом остальных фракций представляет кумулятивный процесс продуцирования фитомассы с частичным оттоком. Перенесение линии предельной густоты на графики для массы ветвей и стволов (рис. 4-6) позволяет установить предельные значения продуктивности и по этим фракциям. Для всех трех пород имеются четко выраженные оптимумы кривых изменения массы хвои и ветвей с густотой в статике древостоев. Линии оптимальных густот, соединяющие вершины колоколообразных кривых, для хвои (листвы) сдвинуты в сторону больших густот в сравнении с такими же линиями для ветвей. По-видимому, на эффект разреживания ветви реагируют путем более интенсивного накопления фитомассы, чем хвоя (листва).

Известно, что показатели массы хвои находятся в тесной взаимосвязи с текущим приростом запаса (Яблоков, 1934; Георгиевский, 1948; Полякова-Минченко, 1961). Поэтому линиям оптимальных густот по хвое должны соответствовать и максимальные значения текущего прироста. Поскольку по массе хвои (рис. 4а) линии оптимальных и предельных густот совпадают, то максимальным показателям запаса, текущего прироста и массы хвои в статике соответствует одна и та же густота. В осинниках это имеет место в возрасте 20-30 лет и старше (рис. 6а), а в березняках на всем возрастном интервале существует диапазон густот между максимумами массы листвы (и текущего прироста запаса) и массы стволов, причем первые сдвинуты в сторону меньших густот (на рис. 5в и 6в он заштрихован). Сказанное означает, что только в березняках и осинниках молодняках путем разреживания загущенных древостоев можно увеличить их текущий прирост и общую производительность, а в сосняках любое разреживание означает снижение общей производительности. Необходима проверка этого вывода по показателю текущего прироста.

Если для массы ветвей и стволов линии оптимальных и предельных густот имеют одинаковую конфигурацию по породам, то по массе хвои (листвы) она видоспецифична: седлообразная у сосны, что подтверждает отмеченную ранее (Усольцев и др., 1985) периодичность в накоплении массы хвои в сосняках II-III классов бонитета; монотонно нарастающая с возрастом у березы и колоколообразная у осины, свидетельствующая о раннем наступлении количественной спелости. У березы имеется интервал

густот между линиями оптимальной и предельной густоты по массе листвы по всему возрастному диапазону, у осины — лишь до 20 лет (на рис. 5а и 6а они заштрихованы), затем линии сливаются, а у сосны эти линии совпадают практически на всем возрастном интервале.

Итак, относительно характера изменения запаса древостоев с густотой в статике вполне определенно можно утверждать, что кривые имеют не колоколообразный, а монотонно нарастающий с густотой тренд. Лишь в возрасте до 10–20 лет наблюдается некоторая стагнация запасов при больших густотах. На всем возрастном интервале эти кривые ограничены справа (рис. 4–6) линией предельных густот, положение которой определяется только показателем массы ассимиляционного аппарата. Вывод в отношении кривой запаса в статике древостоев имеет чисто теоретический характер и справедлив лишь для древостоев, которым по ряду нарастающей густоты соответствует один и тот же класс бонитета. В реальных условиях этот принцип иногда не соблюдается, и тогда кривая запасов в статике древостоев приобретает колоколообразный вид. Представляет интерес установление причин снижения класса бонитета при больших густотах древостоев: или здесь сказывается влияние эдафического фактора (неоднородность условий произрастания), или — цено-тического (снижение эффективности фотосинтеза вследствие перегущения), или — того и другого одновременно. По-видимому, это составит предмет специального исследования.

Заключение

При составлении таблиц биопродуктивности ввиду трудоемкости получения экспериментальных данных по фитомассе древостоев необходимо максимальным образом использовать обширный арсенал лесотаксационных нормативов. Корректное совмещение таблиц биопродуктивности с ТХР может быть выполнено на основе полифакториальной оценки фитомассы с использованием аппарата регрессионного моделирования. Основные факторы, включаемые в регрессионную модель динамики фитомассы — возраст, класс бонитета, средний диаметр, число стволов на 1 га и запас стволовой древесины. Совокупность среднего диаметра и густоты адекватна абсолютной полноте, а запас дополнительно

к последней учитывает варьирование видового числа. Поскольку масса крон древостоев при полнотах, отличных от 1,0, не может быть получена простым редуцированием, предложена процедура аналитического выражения взаимосвязи таксационных показателей таблиц для полнот, меньших 1,0. Полученные соотношения среднего диаметра, густоты и запаса с возрастом не могут рассматриваться в качестве основы ТХР для древостоев с полнотами, меньшими 1,0, а служат лишь для оценки фитомассы древостоев в статике.

Для исследования оптимальных и предельных цено-тических состояний древостоев предложена процедура разложения закономерности динамики фитомассы древостоев по основным определяющим факторам на две составляющие. Первая определяет морфометрическую специфику онтогенеза древостоя и выражается зависимостью его среднего диаметра от возраста, класса бонитета и густоты. Вторая определяется полифакториальной зависимостью фитомассы древостоя от возраста, класса бонитета, густоты и среднего диаметра. Названные два вида уравнений образуют рекуррентную систему, зависимость переменной первого из которых входит в качестве одной из независимых переменных во втором. Последовательным табулированием названных уравнений получены зависимости массы фракций на 1 га от густоты по классам возраста и бонитета. Масса хвои (листвы) и ветвей с увеличением густоты древостоев сосны, березы и осины в статике изменяется по колоколообразной, а масса стволов — по монотонно нарастающей кривым. Правые ветви кривых для массы хвои (листвы), полученных для разных возрастов, пересекаются, образуя линию предельной густоты. Путем перенесения последней на график для остальных фракций, представляющих результат кумулятивного процесса продуцирования фитомассы, получены предельные значения продуктивности и для этих фракций. Вывод о наличии монотонно нарастающей кривой зависимости массы стволов (запаса) на 1 га с густотой в статике справедлив лишь для древостоев, которым по ряду нарастающей густоты соответствует один и тот же класс бонитета или одна и та же средняя высота. В реальных условиях этот принцип иногда не соблюдается, и тогда кривая запасов в статике приобретает колоколообразный вид.

Линии оптимальных густот, соединяющие вершины колоколо-

образных кривых, для хвои сдвинуты в сторону больших густот в сравнении с такими же линиями для ветвей. По-видимому, на эффект разреживания ветви реагируют путем более интенсивного накопления фитомассы, чем хвоя, и происходит перераспределение ассимилятов от ствола к ветвям. Поскольку по массе хвои линии оптимальных и предельных густот совпадают, а текущий прирост запаса находится в тесной взаимосвязи с массой хвои, то максимальным показателям запаса, текущего прироста и массы хвои сосняков в статике соответствует одна и та же густота. В осинниках это имеет место в возрасте 20-30 лет и старше, а в березняках на всем возрастном интервале существует диапазон густот между максимумами массы листьев (и текущего прироста запаса) и массы стволов, причем первые сдвинуты в сторону меньших густот. По-видимому, только в березняках и осиновых молодняках путем разреживания загущенных древостоев можно увеличить их текущий прирост и общую производительность, а в сосняках любое разреживание означает снижение последней. Если для массы ветвей и стволов линии оптимальных и предельных густот имеют одинаковую конфигурацию по породам, то по массе хвои (листьев) она видоспецифична: седлообразная у сосны, монотонно нарастающая у березы и колоколообразная у осины. Эти особенности должны учитываться при оптимизации продукционного процесса в лесных фитоценозах.

Литература

- Антанайтис В.В. Изучение роста древостоев на экологической основе. - В кн.: Закономерности роста и производительности древостоев / тез. докл., Каунас: изд. ЛитСХА, 1985, с. 11 - 14.
- Блауберг И.В., Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука, 1973. - 270 с.
- Бузыкин А.И., Шеничникова Л.С. Формирование сосново-лиственных молодняков. Новосибирск: Наука, 1980. - 176 с.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. Дискретные модели популяции деревьев. - В кн.: Моделирование почвен. процессов и автоматизация их исслед. М.: Наука, 1976, с. 91-106.
- Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Экологические составляющие

- закономерностей роста и производительности древостоев. - В кн. Закономерности роста и производительности древостоев / тез. докл., Каунас: изд. ЛитСХА, 1985, с. 19-21.
- Георгиевский Н.П. О развитии насаждений при рубках ухода. - В кн.: Развитие русского лесоводства. ВНИОлес, вып. I, М.-Л. Гос. лесотехнич. изд-во, 1948, с. 112-179.
- Егоров В.А., Камнистов Ю.Н., Митрофанов В.Б., Понтовский А.А. Математические модели глобального развития. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. - 192 с.
- Загребев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 240 с.
- Ивахненко А.Г. Индуктивный метод саморганизации моделей сложных систем. Киев: Наукова думка, 1982. - 296 с.
- Кофман Г.Б., Кузьмичев В.В. Видоспецифичность естественного изреживания древостоев. - В кн.: Формирование эталонных насаждений / тез. докл. Всесоюз. конф. Каунас-Гирьонис: изд. ЛитНИИЛХ, 1979, ч. I, с. 99-101.
- Кравченко Г.Л. Архитектоника древостоев сосны обыкновенной / метод. указания к выполнению лабораторн. работ по курсу лесн. таксации. Брянск: Брянский ТИ, 1977. - 17 с.
- Кузьмичев В.В. Эколого-ценотические закономерности роста одновозрастных сосновых древостоев: Автореф. дис... докт. биол. наук. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1980. - 31 с.
- Кузьмичев В.В. Влияние густоты, возраста и производительности на изменение сумм площадей сечений и запаса древостоев. - В кн.: Закономерности роста и производительности древостоев / тез. докл., Каунас: изд. ЛитСХА, 1985, с. 44-46.
- Лица И.Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. - 170 с.
- Лица И.Я. К математическому моделированию в экологии. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в биоэкологии. Рига: изд. Латв. ун-та, 1982, с. 3-41.
- Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в березовых древостоях Московской области. - В кн.: Продуктивность орган. и биол. масс леса, М.: Наука, 1974, с. 141-161.
- Науменко З.М. Продуктивность и биологический состав фитомассы березы в чистых березняках Нечерноземной зоны РСФСР. - Раст. ресурсы, 1978, т. 14, № 1, с. 126-131.
- Никитин К.Е., Швиденко А.З. К вопросу о математическом

моделировании в лесном хозяйстве. - В кн.: Тез. докл. Всесо-
изн. научно-производств. конфер. по вопросам совершенствова-
ния лесн. хоз-ва. Киев: изд. УкрСХА, 1973, с.219-220.

Онучин А.А., Борисов А.Н. Опыт таксации фитомассы сосно-
вых древостоев. - Лесоведение, 1984, № 6, с.66-71.

Питикин А.И. Применение методики Мичерлиха для установ-
ления оптимальной полноты и выравнивания опытных данных. -
Лесн. журн., 1966, № 1, с.17-19.

Плохинский Н.А. Математическое оснащение биологов. - В кн.:
Методы современ. биометрии. М.: изд-во МГУ, 1978, с.194-206.

Повзников Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М. Биоло-
гическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Крас-
ноярск: книжн. изд-во, 1969. - 156 с.

Полякова-Минченко Н.Ф. Облиствение широколиственных на-
саждений степной зоны. - Сообщ. Лаборатории лесоведения АН
СССР, 1961, вып.4, с.40-53.

Протопопов В.В. Методологическое значение биогеоцено-
тического подхода в изучении средообразующей роли леса. - В кн.:
Пробл. лесн. биогеоценологии. Новосибирск: Наука, 1980, с.3-14.

Протопопов В.В., Зюбина В.И. Взаимосвязь климатических
факторов среды с фитомассой насаждений и методика ее расче-
та. - В кн.: Эколог. влияние леса на среду. Красноярск: изд.
ИЛИД СО АН СССР, 1977, с.3-15.

Пугачев В.Ф. Оптимизация планирования (теоретические
проблемы). М.: Экономика, 1968. - 167 с.

Рачко П. Имитационная модель роста дерева. Построение
модели. - Журн. общ. биол., 1978, 39, с.563-571.

Розенберг Г.С., Фекистов П.А. Прогнозирование годичного
прироста древесных растений методами самоорганизации. - Эко-
логия, 1982, № 4, с.43-51.

Сивягин И.И. Площади питания растений. М.: Россельхоз-
издат, 1975. - 384 с.

Смирнов И.М. Материалистическая диалектика и современная
теория эволюции. М.: Наука, 1978. - 288 с.

Справочник по таксации лесов Казахстана. Алма-Ата: Кай-
нар, 1980. - 314 с.

Стадницкий Г.В. Экологизация лесоводства. - В кн.: Ле-
соводство, лесные культуры и почвоведение / Рацион. исполъз.
и восстановление лесн. ресурсов. Л.: изд. ЛТА, 1984, с.48-54.

Токмурзин Т.Х., Байзаков С.Б. Рекомендации по таксации
надземной массы и освоению древесной зелени сосновых и ело-
вых лесов Казахстана. Алма-Ата: изд. КазСХИ, 1970. - 63 с.

Токмурзин Т.Х., Нурпеисов К.Н. Таблицы хода роста фито-
массы древостоев сосны Прииртышья. - Науч. тр./ КазСХИ, 1976,
т. XIX, вып.3, с.127-136.

Усольцев В.А. Прогнозирование биологической продуктивно-
сти березы и осины в колочных лесах. - Вестн. с.-х. науки Ка-
захстана, 1983, № 6, с.69-77.

Усольцев В.А. Многомерная регрессионная оценка надземной
фитомассы березы и осины в колочных лесах Казахстана и Сибир-
и. - Лесоведение, 1985а, № 1, с.3-12.

Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фито-
массы древостоев. Красноярск: изд-во Красноярск. ун-та, 1985б. -
191 с.

Усольцев В.А., Крепкий И.С. Закономерности соотношений
надземной и подземной фитомассы в сосняках Кустанайской об-
ласти. - Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1984, № 3, с.73-79.

Усольцев В.А., Крепкий И.С., Прохоров Ю.А. Биологическая
продуктивность естественных и искусственных сосняков Аманка-
рагайского бора. - Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1985, № 8.
с.74-79

Усольцев В.А., Кричун В.М. Закономерности формирования
надземной фитомассы березы и осины в колочных лесах Северно-
го Казахстана. - Лесоведение, 1982, № 3, с.41-52.

Усольцев В.А., Макаренко А.А., Аткин А.С. Закономерности
формирования надземной фитомассы сосны в Северном Казахстане
в связи с густотой. - Лесоведение, 1979, № 5, с.3-12.

Четыркин Е.М. Статистические методы прогнозирования.
М.: Статистика, 1977. - 200 с.

Чиллингворт Д. Структурная устойчивость математических
моделей. Значение методов теории катастроф. - В кн.: Математ.
моделирование. М.: Мир, 1979, с.249-276.

Яблоков А.С. Культура лиственницы и уход за насаждениями.
М.: Гослесбуиздат, 1934. - 128 с.

Agren G.I. Problems involved in modelling tree growth. -
Stud. Forest. Suec., 1981, N 160, 7-18.

Ando T. Growth analysis on the natural stands of Japanese
red pine (Pinus densiflora Sieb. et Zucc.). II. Analysis of

stand density and growth. - Bull. Government Forest Exper. Station, 1962, N 147, 45-77.

Curtis R.O. A method of estimation of gross yield of Douglas-fir. - Forest Sci.- Monograph, 1967, N 13. - 24 pp.

Grigal D.F., Kernik L.K. Generality of black spruce biomass estimation equations. - Can. J. Forest Res., 1984, v. 14, N 3, 468-470.

Pielcu E.C. The usefulness of ecological models: a stock-taking. - Quart. Rev. Biol., 1981, v. 56, N 1, 17-31.

Pollanschütz J. Wuchsleistungsanalysen auf der Basis temporärer Probestflächen. - Wiss. Z. Techn. Univers. Dresden, 1968, Bd. 17, N 6, 1707-1713.

Satoo T. Production and distribution of dry matter in forest ecosystems. - Misc. Inform. Tokyo Univ. Forests, 1966, N 16, 1-15.

Schneider T.W., Kreysa J. Dynamische Wachstums- und Ertragsmodelle für die Douglasie und die Kiefer. - Mitt. Bundesforschungsanst. für Forst- und Holzwirtschaft. - Hamburg-Reinbek, 1981, N 135. - 137 s.

Thom R., Zeeman E.C. Catastrophe theory: its present state and future perspectives. - In: Dynamical systems. Lecture notes in mathematics. Warwick, 1974. B.: Springer, 1975, v. 468, N 4, 366-389.

Содержание

	стр.
1. Многомерный регрессионный анализ как метод исследования биопродуктивности древостоев.....	I
2. Принципы составления таблиц биопродуктивности.....	6
3. Биопродуктивный подход к исследованию оптимальных и предельных ценотических состояний древостоев....	30
Заключение.....	42
Литература.....	44

Типография Института леса и древесины им. В.Н.Сукачава
СО АН СССР. 660036, Красноярск, Академгородок.
Заказ № 189 , объем ____ п.л. Тираж 150 экз.
Подписано к печати 4.09.85 АЛ 10466